番茄斑萎病毒对多杀菌素抗性西花蓟马发育繁殖和药剂敏感性的影响

张敏敏[1,2], 赵巍巍[2], 慕 卫[1], 刘 峰[1], 张友军[2], 吴青君[2,*]

(1. 山东农业大学植物保护学院，山东泰安 271018；2. 中国农业科学院蔬菜花卉研究所，北京 100081)

摘要：【目的】西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* (Pergande)是重要的入侵害虫,是番茄斑萎病毒(TSWV)最有效的传播媒介,TSWV 对西花蓟马的生长发育有一定的影响。多杀菌素是防治西花蓟马最有效的药剂之一,但已有田间西花蓟马对多杀菌素产生抗药性的报道。TSWV 对抗性西花蓟马是否也有影响及程度如何尚不清楚。本研究通过对此问题进行深入研究,以期为进一步了解 TSWV 对西花蓟马的影响提供依据。【方法】应用特定年龄-龄期及两性生命表的方法,研究用番茄斑萎病毒处理和未处理的多杀菌素抗性和敏感西花蓟马种群的生物学特性;用叶管药膜法测定不同处理种群对 3 种药剂(多杀菌素、甲氨基阿维菌素苯甲酸盐和虫螨腈)的敏感性变化。【结果】对于抗性品系,TSWV 处理后西花蓟马的发育历期缩短,雌成虫寿命和产卵量略高,但与对照组差异不显著($P>0.05$),内禀增长率(r)和净生殖率(R_0)分别为 0.0433 d^{-1} 和 2.210,显著高于对照组(分别为 0.0356 d^{-1} 和 1.972)($P\leqslant 0.001$)。对于敏感品系,TSWV 处理后西花蓟马的发育历期缩短,雌雄成虫寿命均显著延长($P\leqslant 0.001$),产卵量也略有提高,R_0 为 4.125,显著高于对照组(3.979)($P\leqslant 0.001$)。TSWV 处理后敏感和抗性西花蓟马对多杀菌素的敏感性没有发生明显变化,对甲氨基阿维菌素苯甲酸盐和虫螨腈的敏感性显著降低。【结论】番茄斑萎病毒对多杀菌素敏感和抗性西花蓟马均有直接有利影响,病毒处理的西花蓟马发育历期缩短,繁殖能力增强,成虫寿命延长,对药剂的敏感性降低。

关键词：西花蓟马；番茄斑萎病毒；多杀菌素；抗性；生命表；药剂敏感性

中图分类号：Q965.9 **文献标识码：**A **文章编号：**0454-6296(2014)10-1171-09

Effects of tomato spotted wilt virus on the development, reproduction and insecticide susceptibility of the spinosad-resistant western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae)

ZHANG Min-Min[1,2], ZHAO Wei-Wei[2], MU Wei[1], LIU Feng[1], ZHANG You-Jun[2], WU Qing-Jun[2,*]

(1. College of Plant Protection, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China; 2. Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract:【Aim】The western flower thrips (WFT), *Frankliniella occidentalis* (Pergande), is an important invasive insect pest. It is also the most effective vector for tomato spotted wilt virus (TSWV) which has a certain influence on the growth and development of *F. occidentalis*. Spinosad is one of the most effective insecticides in *F. occidentalis* control. However, it has been reported that *F. occidentalis* has developed resistance to spinosad in the field. Whether TSWV has an impact on the resistant strain and how high the impact is are not clear. This study would provide a basis for further understanding of the impact of TSWV on *F. occidentalis*.【Methods】Age-stage and two-sex life tables were used to study the biological characteristics of the spinosad-resistant and susceptible strains of *F. occidentalis* with TSWV treated or non-treated. The susceptibilities of the spinosad-resistant and susceptible strains of *F. occidentalis* to three insecticides (spinosad, emamectin benzoate and chlorfenapyr) were investigated by using leaf-tube residue method.【Results】For the resistant strain of *F. occidentalis* treated by TSWV, the developmental period shortened, the female longevity and fecundity increased, but they showed no significant difference from those of the non-treated thrips ($P>0.05$). The intrinsic rate of increase (r,

基金项目：国家科技支撑计划课题(2012BAD19B06)；北京市自然科学基金项目(6122028)；现代农业产业技术体系北京市叶类蔬菜创新团队建设专项资金(blvt-15)；北京市科委课题(Z121100001212006)；蔬菜有害生物控制与安全生产北京市重点实验室课题

作者简介：张敏敏，女，1987 年 11 月生，山东泰安人，硕士研究生，研究方向为农药残留与环境毒理，E-mail：minminyaoshuo@163.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail：wuqingjun@caas.cn

收稿日期 Received：2014-02-25；接受日期 Accepted：2014-09-24

0.0433 d^{-1}) and the net reproduction rate (R_0, 2.210) of the resistant strain treated by TSWV were significantly higher than those in the control group (0.0356 d^{-1} and 1.972, respectively) ($P \leqslant 0.001$). As for the susceptible strain treated by TSWV, the developmental period shortened, the adult longevity increased significantly ($P \leqslant 0.001$), and the fecundity increased as well. The R_0 of TSWV-treated susceptible strain (4.125) was significantly higher than that in the control group (3.979) ($P \leqslant 0.001$). The susceptibilities of the spinosad-resistant and susceptible strains of *F. occidentalis* treated by TSWV to spinosad had no obvious change compared with those of the corresponding non-treated thrips. However, their susceptibilities to emamectin benzoate and chlorfenapyr decreased significantly. 【Conclusion】TSWV has directly positive effect on the biological characteristics of both the spinosad-resistant and susceptible strains of *F. occidentalis*. The TSWV treated thrips have shortened developmental period, enhanced fecundity and longer adult longevity, and decreased susceptibility to insecticides.

Key words: *Frankliniella occidentalis*; tomato spotted wilt virus; spinosad; resistance; life table; insecticide susceptibility

西花蓟马(western flower thrips, WFT) *Frankliniella occidentalis* (Pergande) 属缨翅目(Thysanoptera)蓟马科(Thripidae),是一种世界性的入侵害虫,寄主植物达 60 多科 500 多种(Yudin *et al.*, 1986)。西花蓟马通过取食植物叶片、花器、果实等植物器官,使作物减产和降低产品质量。它不仅可以直接取食造成危害,还能够传播多种番茄斑萎病毒属 *Tospovirus* 病毒,如番茄斑萎病毒(tomato spotted wilt virus, TSWV)和凤仙花坏死斑点病毒(impatiens necrotic spot virus, INSV),是 TSWV 最有效的传播媒介(Wijkamp *et al.*, 1995),其传播病毒病造成的危害远大于其本身的危害(Mound, 2002)。

目前阻止 TSWV 流行主要采用的方法是使用杀虫剂防治其传播媒介。Herbert 等(2007)研究结果表明,使用杀虫剂不仅显著降低西花蓟马的数量,而且有效降低了 TSWV 的发生与危害。但过分依赖药剂防治可导致西花蓟马对药剂产生抗药性。在美洲、欧洲、大洋洲等国家和地区,西花蓟马的田间种群已对各种类型杀虫剂产生了不同程度的抗药性(Immaraju *et al.*, 1992; Zhao *et al.*, 1995; Jensen, 1998; Kontsedalov *et al.*, 1998; Espinosa *et al.*, 2002; Bielza *et al.*, 2008; Thalavaisundaram *et al.*, 2008),导致有效的防治药剂越来越少。多杀菌素(Spinosad)是一种新型的生物杀虫剂,也是目前国内外防治西花蓟马最有效的药剂,但在西班牙东南部一些温室内的西花蓟马对多杀菌素产生高达 13 500倍的抗性(Bielza *et al.*, 2007)。王泽华等(2011)通过对北京海淀地区西花蓟马连续两年的抗性监测发现,其对多杀菌素敏感性已有下降趋势。

媒介昆虫与其所传播的植物病毒间存在着复杂的互作关系,TSWV 不仅能够侵染植物,而且能够在蓟马体内循环增殖(Whitfield *et al.*, 2005),因此 TSWV 对蓟马可以产生直接和间接的影响,以植物介导的间接作用为主(Belliure *et al.*, 2005)。多数研究表明,寄主植物或者西花蓟马感染 TSWV 后对西花蓟马的发育历期、存活率和雌虫的繁殖能力等无不利影响,一定程度上能够促进西花蓟马种群增长,从而提高西花蓟马种群数量(Wijkamp *et al.*, 1996; Maris *et al.*, 2004; 朱秀娟等, 2011a)。但也有文献报道,西花蓟马在感染 TSWV 植物上的生长发育和繁殖力下降,表现出对种群增长不利的影响(Deangelis *et al.*, 1993; 朱秀娟等, 2011b)。在自然界,TSWV 只能通过媒介蓟马进行传播,蓟马在 1 龄若虫期获毒,TSWV 首先侵染中肠,在中肠上皮细胞中复制,然后在发育中的若虫中肠和前肠周围的肌肉纤维中复制,通过细胞间的运动到达唾腺,在唾腺中 TSWV 也复制,最后带毒成虫取食植物传播病毒(Whitfield *et al.*, 2005)。这个复杂的循环增殖过程可能对蓟马产生重要影响。

TSWV 对西花蓟马既有直接影响,也有间接影响(Maris *et al.*, 2004; Stumpf and Kennedy, 2007)。目前,有关 TSWV 和西花蓟马互作的研究更多集中在 TSWV 对西花蓟马的间接作用,通常以药剂敏感的西花蓟马为试虫。西花蓟马已对多杀菌素产生抗性,TSWV 对抗性西花蓟马的影响尚不明确。本研究以室内汰选的对多杀菌素产生极高抗水平和敏感品系的西花蓟马为研究对象,研究了 TSWV 对两个品系西花蓟马的发育历期、存活率、成虫寿命、生殖力等生物学参数的影响,并测定了敏感和抗性西花

蓟马感染 TSWV 后对多杀菌素、虫螨腈、甲氨基阿维菌素苯甲酸盐的敏感性变化，旨在为西花蓟马及 TSWV 的防治提供依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

1.1.1 供试昆虫：西花蓟马敏感品系（Spin-S）：2003 年采自中国农业科学院蔬菜花卉研究所温室内，在室内用未接触任何药剂的菜豆 *Phaseolus vulgari* 饲养。饲养条件为：温度 27 ±1℃，光周期 16L∶8D（Zhang *et al.*, 2007）。

多杀菌素抗性品系（Spin-R）：虫源来自于敏感种群，选育方法为将新鲜干净的菜豆用 2.5% 多杀菌素（spinosad）悬浮剂约 LC_{50} 剂量的药液浸泡 0.5 h 以上（每隔一段时间测定一次该种群的敏感性，以确定新的汰选处理浓度），自然晾干后进行饲喂，饲养条件同敏感种群。目前西花蓟马对多杀菌素的抗性倍数超过 1 万倍（侯文杰等，2013）。

1.1.2 番茄斑萎病毒的保存：番茄斑萎病毒由浙江省农业科学院植物保护与微生物研究所提供带毒的番茄苗，经 RT-PCR 技术鉴定为 TSWV（Cortez *et al.*, 2001），通过摩擦接种于曼陀罗 *Datura stramonium* L. 植株上，进行活体保存（Bautista *et al.*, 1995）。

1.1.3 供试寄主植物：寄主植物：辣椒 *Capsicum annuum* L.，品种为中椒 4 号，购于市场，在温室内播种，辣椒长至 2 ~3 片真叶时使用。

辣椒植物感染 TSWV：选取病毒症状明显的曼陀罗叶片，剪碎后加适量的 TSWV 缓冲液（0.01 mol/L 磷酸盐缓冲液，pH 7.0，含 2% 聚乙烯吡咯烷酮）进行研磨。在待接种的辣椒植株上部叶片上撒金刚砂（500 目），然后用医用棉签蘸病毒汁液沿叶脉伸展方向轻轻摩擦辣椒叶片，待接种液挥发或 30 min 后用清水将接种部位冲洗干净。置于光照培养箱（温度 27 ±1℃，相对湿度 75% ±5%，光周期 16L∶8D中。一般接种 3 ~4 周后植株出现症状：叶片出现轮纹斑，生长受阻，畸形，进一步用 ELISA 检测确认发病。

1.1.4 供试药剂：2.5% 多杀菌素（spinosad）悬浮剂，美国陶氏益农公司；10% 虫螨腈（chlorfenapyr）悬浮剂，德国巴斯夫公司；1% 甲氨基阿维菌素苯甲酸盐（emamectin benzoate）乳油，红太阳农资销售股份有限公司。

1.2 敏感和抗性西花蓟马的获毒和未成熟期的发育历期观察

处理组：取新鲜菜豆置于正常饲养的敏感和抗性西花蓟马成虫饲养罐中，产卵 24 h 后将菜豆取出，置于另一个空的养虫罐中使卵孵化，用小毛笔挑取在第 3 天孵化 12 h 内的 1 龄若虫（ >100 头），接在 TSWV 病状显著的辣椒植株上，取食 24 h，使其获毒（病毒处理敏感品系命名为 Spin-S-MI，病毒处理抗性品系命名为 Spin-R-MI）。挑取 100 头若虫，单头饲养于含湿润滤纸的小培养皿（直径 3.5 cm）中，并用新鲜健康的辣椒叶片（约 2 cm）进行饲养，用帕拉膜封住培养皿口。

对照组：直接用毛笔分别挑取第 3 天孵化的 100 头敏感和抗性初孵 1 龄若虫（12 h 内孵化），单头饲养于含湿润滤纸的小培养皿中，饲喂新鲜健康的辣椒叶片，用帕拉膜封住培养皿口。

各处理和对照均每 24 h 更换 1 次叶片，并观察记录各虫态数量和存活情况，直至羽化为成虫。

1.3 病毒处理和对照西花蓟马成虫寿命和繁殖力的观察

将羽化的成虫雌雄单独配对，放于含湿润滤纸的小培养皿（直径 3.5 cm）中，用帕拉膜封住培养皿口。每 24 h 更换 1 次新鲜辣椒叶片，将每次更换出的叶片分别转到新的含湿润滤纸的小培养皿（直径 3.5 cm）中，用帕拉膜封住培养皿口，待 5 d 后卵全部孵化，记录若虫数，用孵化出的 1 龄若虫数表示繁殖能力（Watts，1934）。观察记录成虫的存活情况，直至成虫全部死亡。若有一头成虫先死亡，则补入同一批的成虫进行配对，补入的成虫生物学数据不作为统计数据。

生物学观察的实验条件为：光照培养箱，温度 27 ±1℃，光周期 16L∶8D（Zhang *et al.*，2007）。

1.4 生物测定

生物测定方法采用的是叶管药膜法（龚佑辉等，2009），各药剂设 5 ~7 个浓度梯度，一个清水对照，每个浓度 4 次重复。供试虫为雌成虫。在温度为 27 ±1℃，光周期 16L∶8D 的环境下放置 48 h 后检查死亡率，以毛笔尖轻触虫体不能爬动者视为死亡。

1.5 数据统计与分析

应用 TWOSEX-MS Chart（Chi，2012）软件分析特定年龄-龄期两性生命表（age-stage，two-sex life table analysis）（Chi and Liu，1985；Chi，1988），并计算分析各处理西花蓟马的生长发育历期、产卵前期、总产卵前期、繁殖力、特征年龄存活率 l_x 和特征年

龄繁殖力 m_x，用 SPSS18.0 数据分析软件对发育历期、产卵前期、总产卵前期和繁殖力进行 t 检验（$P < 0.05$）。计算种群参数内禀增长率 r、净生殖率 R_0、周限增长率 λ、平均世代历期 T 和相对适合度 Rf，并对各参数进行 t 检验（$P < 0.05$）。卵期统一默认为 3 d，病毒处理的 1 龄若虫的发育历期从将其接到带毒辣椒上开始记录。内禀增长率 r 使用 Euler-Lotka 公式计算：$\sum_{x=0}^{\infty} e^{-r(x+1)} l_x m_x = 1$，年龄 x 从 0 开始（Goodman，1982）；净生殖率 $R_0 = \sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x$；周限增长率 $\lambda = e^r$；平均世代历期 $T = \frac{\ln R_0}{r}$；相对适合度 $Rf = \frac{R_{02}}{R_{01}}$，式中 R_{01} 为敏感对照组的净生殖率，R_{02} 为病毒处理组和抗性品系的净生殖率（Jia *et al.*，2009；Abbas *et al.*，2012）。

生物测定结果采用 Probit Analysis-MS Chart 2011 软件分析 LC_{50} 值、95% 置信区间和斜率等。以敏感或抗性品系病毒处理与未处理组生物测定 LC_{50} 值的 95% 置信限不交叉时，视为差异显著（Zhao *et al.*，2001）。

2 结果与分析

2.1 番茄斑萎病毒对多杀菌素抗性和敏感西花蓟马发育历期的影响

TSWV 处理和未处理的西花蓟马在辣椒叶片上的发育历期差异不显著（表 1）。对于抗性品系，TSWV 处理的 1 龄若虫期和蛹期均比未处理的发育历期短，但差异不显著（$t = 1.106$，$P = 0.27$；$t = 1.507$，$P = 0.134$）；从卵至未成熟期，TSWV 处理的西花蓟马也短于未处理的，但差异不显著（$t = 0.395$，$P = 0.693$）。敏感品系也得到相似的结果，TSWV 处理的西花蓟马各虫态的未成熟期短于未处理的，但未有显著差异。

西花蓟马从卵发育到成虫的存活率曲线 l_x 如图1，TSWV 处理的各龄期存活率较不处理的略高。

表 1 多杀菌素抗性和敏感西花蓟马 TSWV 处理后的发育历期

Table 1 Developmental periods of the spinosad-resistant and susceptible strains of *Frankliniella occidentalis* treated with TSWV

品系 Strain	发育历期 Developmental period (d)					
	卵 Egg	1 龄若虫 1st instar nymph	2 龄若虫 2nd instar nymph	预蛹 Prepupa	蛹 Pupa	未成熟期 Preadult
Spin-R	3 (100)	1.09 ± 0.03 (100)	6.62 ± 0.11 (91)	1.00 ± 0.00 (90)	2.67 ± 0.05 (86)	14.35 ± 0.11 (86)
Spin-R-MI	3 (100)	1.05 ± 0.02 (100)	6.74 ± 0.13 (93)	1.00 ± 0.00 (93)	2.56 ± 0.05 (87)	14.31 ± 0.15 (87)
t	–	1.106	−0.758	–	1.507	0.395
P	–	0.270	0.449	–	0.134	0.693
Spin-S	3 (100)	1.02 ± 0.01 (100)	5.19 ± 0.07 (98)	1.01 ± 0.01 (98)	2.26 ± 0.05 (92)	12.47 ± 0.09 (92)
Spin-S-MI	3 (100)	1.01 ± 0.01 (100)	5.33 ± 0.07 (100)	1.01 ± 0.01 (100)	2.00 ± 0.03 (95)	12.36 ± 0.07 (95)
t	–	0.579	−1.402	0.014	3.307	0.986
P	–	0.563	0.162	0.989	0.001	0.326

TSWV：番茄斑萎病毒 Tomato spotted wilt virus；Spin-R：未用病毒处理的多杀菌素抗性西花蓟马 Spinosad-resistant *F. occidentalis* without TSWV treatment；Spin-R-MI：多杀菌素抗性西花蓟马病毒处理 Spinosad-resistant *F. occidentalis* mechanically treated with TSWV；Spin-S：未用病毒处理的多杀菌素敏感西花蓟马 Spinosad-susceptible *F. occidentalis* without TSWV treatment；Spin-S-MI：多杀菌素敏感西花蓟马病毒处理 Spinosad-susceptible *F. occidentalis* mechanically treated with TSWV. 表中数据为平均值 ± 标准误；括号中数字为试虫个体数；下同。Data in the table are represented as mean ± *SE*. Numeral in brackets is the number of test insects. The same below.

2.2 番茄斑萎病毒对多杀菌素抗性和敏感西花蓟马成虫寿命和繁殖力的影响

从表 2 可以看出，TSWV 处理后抗性西花蓟马产卵前期比未处理的西花蓟马产卵前期缩短，但差异不显著（$t = 0.518$，$P = 0.61$）；雌成虫的产卵天数以及繁殖力没有显著差异（$t = -1.039$，$P = 0.301$；$t = -1.750$，$P = 0.083$）；雌虫寿命差异不显著（$t = -1.572$，$P = 0.12$），但 TSWV 处理的雌成虫寿命比未处理的长约 0.6 d，TSWV 处理的雄成虫寿命显著长于未处理的（$t = -3.749$，$P \leq 0.001$）。

TSWV 处理后敏感西花蓟马的产卵前期和总产卵前期显著短于未处理的（$t = 2.767$，$P = 0.007$；$t = 2.295$，$P = 0.024$），产卵天数也显著增加（$t = -5.558$，

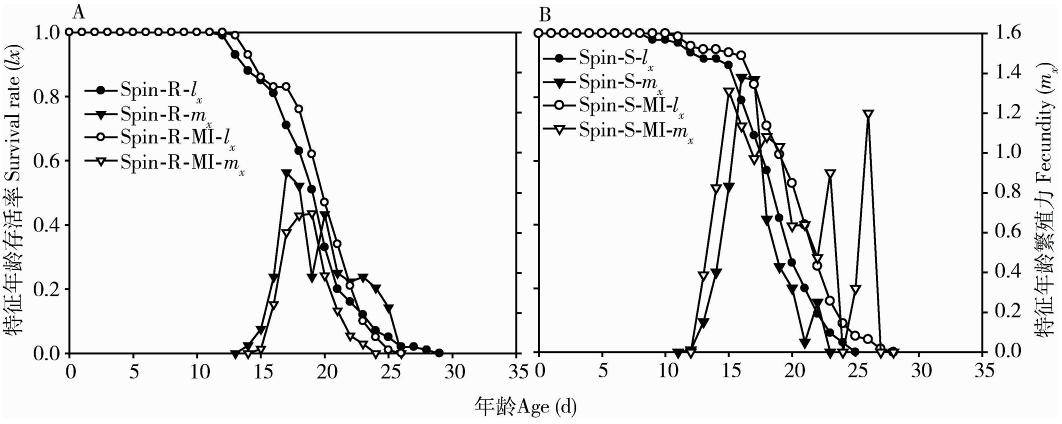

图 1　TSWV 处理后多杀菌素抗性（A）和敏感（B）西花蓟马的特征年龄存活率 l_x 和特征年龄繁殖力 m_x

Fig. 1　Age-specific survival rate (l_x) and fecundity (m_x) of the spinosad-resistant (A) and susceptible (B) strains of *Frankliniella occidentalis* treated with TSWV

表 2　多杀菌素抗性和敏感西花蓟马 TSWV 处理后的成虫寿命及雌成虫繁殖力

Table 2　Adult longevity and female fecundity of the spinosad-resistant and susceptible strains of *Frankliniella occidentalis* treated with TSWV

品系 Strain	产卵前期(d) Adult pre-oviposition period	总产卵前期(d) Total pre-oviposition period	产卵天数 Oviposition days	繁殖能力(单雌产1龄若虫数) Fecundity (number of the 1st nymphs produced per female)	成虫寿命 Adult longevity (d)	
					雌成虫 Female adult	雄成虫 Male adult
Spin-R	2.53 ±0.08 (55)	16.89 ±0.19 (55)	2.22 ±0.12 (55)	3.58 ±0.23 (55)	7.18 ±0.28 (55)	3.45 ±0.21 (31)
Spin-R-MI	2.47 ±0.07 (53)	16.43 ±0.14 (53)	2.40 ±0.11 (53)	4.17 ±0.25 (53)	7.77 ±0.25 (53)	4.59 ±0.22 (34)
t	0.518	1.930	−1.039	−1.750	−1.572	−3.749
P	0.61	0.06	0.301	0.083	0.12	≤0.001
Spin-S	2.44 ±0.10 (57)	14.84 ±0.15 (57)	3.18 ±0.01 (57)	6.98 ±0.24 (57)	8.39 ±0.25 (57)	4.57 ±0.26 (35)
Spin-S-MI	2.08 ±0.08 (52)	14.40 ±0.12 (52)	4.50 ±0.03 (52)	7.92 ±0.51 (52)	10.10 ±0.32 (52)	6.63 ±0.33 (43)
t	2.767	2.295	−5.558	−1.721	4.264	−4.770
P	0.007	0.024	≤0.001	0.088	≤0.001	≤0.001

产卵前期 Adult pre-oviposition period：个体从羽化到首次产卵的时间间隔 Time interval from the emergence of female adult to the first oviposition；总产卵前期 Total pre-oviposition period：个体从卵到首次产卵的时间间隔 Time interval from the egg stage of a female to its first oviposition；产卵天数 Oviposition days：产卵数量大于 0 的天数 Days with the number of eggs laid above 0.

$P \leqslant 0.001$)，成虫寿命也显著延长（雌成虫：$t = 4.264$，$P \leqslant 0.001$；雄成虫：$t = -4.770$，$P \leqslant 0.001$）。

以上结果表明，番茄斑萎病毒对西花蓟马成虫寿命及繁殖有利，对敏感品系影响显著，对抗性品系影响不显著。

2.3　番茄斑萎病毒对多杀菌素抗性和敏感西花蓟马种群参数的影响

内禀增长率(r)和净生殖率(R_0)是影响种群增长的两个重要参数。抗性品系 TSWV 处理和未处理西花蓟马的种群参数差异极显著($P \leqslant 0.001$)，TSWV 处理的西花蓟马 r 和 R_0 都显著高于未处理的，种群表现增长趋势，并且病毒处理品系的周限增长率(λ)也显著高于未处理的，平均世代(T)明显缩短；对于敏感品系，在 TSWV 处理后种群的 R_0 也显著增加，但处理和未处理种群 r 差异不显著（表 3）。

此外，相对于敏感品系，抗性品系的生物适合度仅为 0.496，而 TSWV 处理后其生物适合度提高至 0.555，敏感品系病毒处理后的适合度也提高至 1.037，表现出更强的种群增长能力和对寄主植物的适应能力。

2.4　番茄斑萎病毒对西花蓟马药剂敏感性的影响

从表 4 可以看出，西花蓟马 TSWV 处理后，对 3 种药剂敏感性发生了变化，总体表现为敏感性下降

表 3 多杀菌素抗性和敏感西花蓟马 TSWV 处理后的种群参数

Table 3 Population parameters of the spinosad-resistant and susceptible strains of *Frankliniella occidentalis* treated with TSWV

品系 Strain	内禀增长率 Intrinsic rate of increase (r)	净生殖率 Net reproduction rate (R_0)	平均世代周期 Mean generation time (T)	周限增长率 Finite rate of increase (λ)	相对适合度 Relative fitness (Rf)
Spin-R	0.0356 ± 0.0059	1.972 ± 0.219	18.86 ± 0.261	1.036 ± 0.0061	0.496
Spin-R-MI	0.0433 ± 0.0062	2.210 ± 0.247	18.18 ± 0.245	1.041 ± 0.0122	0.555
t	9.059	7.30	19.109	5.92	–
P	≤0.001	≤0.001	≤0.001	≤0.001	–
Spin-S	0.0804 ± 0.006	3.979 ± 0.373	17.12 ± 0.236	1.084 ± 0.012	1.000
Spin-S-MI	0.0803 ± 0.007	4.125 ± 0.477	17.56 ± 0.220	1.084 ± 0.007	1.037
t	0.175	2.416	14.093	0.0410	–
P	>0.05	≤0.001	≤0.001	>0.05	–

表 4 多杀菌素敏感和抗性西花蓟马感染 TSWV 后对 3 种不同药剂的敏感性

Table 4 Susceptibility of the spinosad-susceptible and resistant strains of *Frankliniella occidentalis* treated with TSWV to three different insecticides

药剂 Insecticide	品系 Strain	斜率 ± SE Slope ± SE	LC_{50} (95% 置信区间) (mg/L) LC_{50} (95% Confidence interval)	卡方 Chi square	抗性倍数 Resistance ratio
多杀菌素 Spinosad	Spin-S	1.036 ± 0.186	0.016 (0.012 – 0.021)	0.789	1.0
	Spin-S-MI	1.347 ± 0.197	0.021 (0.015 – 0.032)	2.990	1.3
	Spin-R	1.614 ± 0.194	1 436.43 (1 111.96 – 1 855.06)	2.642	1.0
	Spin-R-MI	1.139 ± 0.184	1 230.73 (1 112.71 – 1 361.39)	0.156	0.9
甲氨基阿维菌素苯甲酸盐 Emamectin benzoate	Spin-S	0.713 ± 0.084	0.195 (0.115 – 0.317)	2.230	1.0
	Spin-S-MI	1.277 ± 0.251	3.878 (2.366 – 6.834)	2.011	19.9*
	Spin-R	0.766 ± 0.172	2.146 (1.724 – 2.731)	0.363	1.0
	Spin-R-MI	3.064 ± 0.531	5.790 (4.383 – 7.635)	3.605	2.7*
虫螨腈 Chlorfenapyr	Spin-S	0.814 ± 0.138	0.0143 (0.0104 – 0.0198)	1.344	1.0
	Spin-S-MI	1.259 ± 0.019	0.0566 (0.0505 – 0.0636)	0.504	4.0*
	Spin-R	1.223 ± 0.153	0.110 (0.0845 – 0.143)	2.007	1.0
	Spin-R-MI	1.450 ± 0.143	0.222 (0.186 – 0.267)	1.512	2.0*

抗性倍数 = 敏感或抗性品系病毒处理后测定的 LC_{50}/病毒未处理的 LC_{50}。Resistance ratio = LC_{50} value of the susceptible or resistant strain treated with TSWV/LC_{50} value of the strain without TSWV treatment. * 显著差异 Significant difference ($P<0.05$).

趋势。敏感和抗性品系在 TSWV 处理后，对多杀菌素的敏感性没有变化，对甲氨基阿维菌素苯甲酸盐的敏感性显著降低，敏感品系的抗性水平增加到 19.9 倍，抗性品系增加到 2.7 倍；对虫螨腈的敏感性也显著降低，敏感品系的抗性水平增加到 4 倍，抗性品系增加到 2 倍。

3 讨论

本研究采用年龄-龄期两性生命表软件，分析了 TSWV 对多杀菌素敏感和抗性西花蓟马生长发育、存活率、繁殖力等参数的影响。结果表明，多杀菌素敏感和抗性西花蓟马在用番茄斑萎病毒处理后的生长发育、存活率和种群增长等生物学特性并未表现出不利现象，病毒处理后的西花蓟马表现出发育速度更快、存活率更高、繁殖力更强的趋势，这与 Stumpf 和 Kennedy(2007)报道的番茄斑萎病毒有利于西花蓟马产卵量的增加，从而提高西花蓟马种群数量的结果一致。一般而言，昆虫较短的发育时间和较大的繁殖能力能够反映出昆虫对特定寄主植物具有更好的适应性(庞淑婷等，2008)。r 和 R_0 值是决定种群增长的两个重要参数，这两个参数的大小取决于特征年龄存活率 l_x 和特征年龄繁殖力 m_x，从图 1 中也可以看出，多杀菌素敏感或抗性西花蓟马经番茄斑萎病毒处理后，其相应的 l_x 和 m_x 都略高于对照组。番茄斑萎病毒对抗性品系的影响小于对敏感品系，可能因为多杀菌素抗性对西花蓟马本身就有很大的适

合度代价，本研究中抗性品系的生物适合度为0.5，昆虫对某个药剂产生抗性以后和敏感品系相比存在较大的适合度代价，表现为成虫寿命短，雌成虫产卵量低等（Feng *et al.*，2009）。而番茄斑萎病毒在一定程度上能够减少抗药性带来的负面影响，表现出抗性品系的生物适合度提高。结合生命表其他参数分析，可以得出番茄斑萎病毒对多杀菌素敏感和抗性西花蓟马都有直接有利的影响，更有助于种群的增长，增强其对寄主植物的适合度。

番茄斑萎病毒处理后，西花蓟马对不同药剂的敏感性也发生了变化，总体表现为敏感性下降的趋势，敏感品系经病毒处理后对甲氨基阿维菌素的抗性水平增加近20倍（表4），引起这种变化的机理尚不明确。番茄斑萎病毒的侵染提高了西花蓟马自身的生物适合度，能够降低对药剂的敏感性，有报道表明，西花蓟马在感染番茄斑萎病毒后，其病理效应发生改变（Stumpf and Kennedy，2007），可能因此影响了西花蓟马对药剂的敏感性。侯文杰等（2013）报道了多杀菌素抗性西花蓟马对乙基多杀菌素和噻虫嗪有显著的交互抗性，对阿维菌素和毒死蜱的敏感性也有显著下降。抗药性的产生对西花蓟马的防治带来难度，而番茄斑萎病毒能够进一步降低抗性西花蓟马对药剂的敏感性，致可选的防治药剂更少。本研究只选择了3种药剂，番茄斑萎病毒对其他类型药剂是否也产生同样的影响需进一步的研究证实。

一些研究表明，西花蓟马和番茄斑萎病毒的互作方式可能为间接互作，即番茄斑萎病毒并不是直接影响西花蓟马的生长发育及寄主选择行为，而可能是病毒感染调控了寄主植物的防御途径或营养代谢，从而提高了它们对昆虫的适合度（Maris *et al.*，2004；Belliure *et al.*，2005；Colvin *et al.*，2006；Stout *et al.*，2006；Mauck *et al.*，2010；van Molken *et al.*，2012；Nachappa *et al.*，2013）。本研究结果表明，番茄斑萎病毒对西花蓟马的生物学特性存在直接有利作用，可促进西花蓟马的发育和种群增长，降低对一些药剂的敏感性，但番茄斑萎病毒对西花蓟马这种潜在的积极而直接的影响机制尚不明确。阐明西花蓟马-番茄斑萎病毒的互作关系，不仅有助于进一步深入了解西花蓟马以及番茄斑萎病毒的发生与猖獗机制，同时也将为制定合理、可持续的控制西花蓟马及其传播的植物病毒防控策略提供理论依据。

参考文献（References）

Abbas N, Shad SA, Razaq M, 2012. Fitness cost, cross resistance and realized heritability of resistance to imidacloprid in *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae). *Pestic. Biochem. Physiol.*, 103: 181－188.

Bautista RC, Mau RFL, Cho JJ, Custer DM, 1995. Potential of tomato spotted wilt tospovirus plant hosts in Hawaii as virus reservoirs for transmission by *Franklinieila occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). *Development*, 15: 32.

Belliure B, Janssen A, Maris PC, Peters D, Sabelis MW, 2005. Herbivore arthropods benefit from vectoring plant viruses. *Ecol. Lett.*, 8(1): 70－79.

Bielza P, Quinto V, Contreras J, Torné M, Martín A, Espinosa PJ, 2007. Resistance to spinosad in the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Pergande), in greenhouses of southeastern Spain. *Pest Manag. Sci.*, 63(7): 682－687.

Bielza P, Quinto V, Grávalos C, Fernández E, Abellán J, 2008. Impact of production system on development of insecticide resistance in *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). *J. Econ. Entomol.*, 101(5): 1685－1690.

Chi H, 1988. Life-table analysis incorporating both sexes and variable development rates among individuals. *Environ. Entomol.*, 17(1): 26－34.

Chi H, 2012. TWOSEX-MS Chart: computer program for age stage, two-sex life table analysis. Available from: < http://140.120.197.173/ecology/ >.

Chi H, Liu H, 1985. Two new methods for the study of insect population ecology. *Bull. Inst. Zool., Academia Sinica*, 24(2): 225－240.

Colvin J, Omongo CA, Govindappa MR, Stevenson PC, Maruthi MN, Gibson G, Seal SE, Muniyappa V, 2006. Host-plant viral infection effects on arthropod-vector population growth, development and behaviour: management and epidemiological implications. *Adv. Virus Res.*, 67(6): 419－452.

Cortez I, Saaijer J, Wongjkaew KS, Pereira AM, 2001. Identification and characterization of a novel tospovirus species using a new RT-PCR approach. *Arch. Virol.*, 146(2): 265－278.

Deangelis JD, Sether DM, Rossignol PA, 1993. Survival, development, and reproduction in western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae) exposed to impatiens necrotic spot virus. *Environ. Entomol.*, 22: 1308－1312.

Espinosa PJ, Bielza P, Contreras J, Lacasa A, 2002. Insecticide resistance in field populations of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) in Murcia (south-east Spain). *Pest Manag. Sci.*, 58(9): 967－971.

Feng YT, Wu QJ, Xu BY, Wang SL, Chang XL, Xie W, 2009. Fitness costs and morphological change of laboratory-selected thiamethoxam resistance in the B-type *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *J. Appl. Entomol.*, 133(6): 466－472.

Gong YH, Wu QJ, Zhang YJ, Xu BY, 2009. Effect of concentration of spinosad on the activity of detoxifying enzymes in the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae).

Chinese Journal of Pesticide Science, 11(4): 427–433. [龚佑辉, 吴青君, 张友军, 徐宝云, 2009. 亚致死浓度多杀菌素对西花蓟马解毒酶系活力的影响. 农药学学报, 11(4): 427–433]

Goodman D, 1982. Optimal life histories, optimal notation, and the value of reproductive value. *Am. Nat.*, 119: 803–823.

Herbert DA, Malone S, Aref S, Brandenburg RL, Jordan DL, Royals BM, Johnson PD, 2007. Role of insecticides in reducing thrips injury to plants and incidence of tomato spotted wilt virus in Virginia market-type peanut. *J. Econ. Entomol.*, 100(4): 1241–1247.

Hou WJ, Li F, Wu QJ, Xu BY, Zhang YJ, 2013. Biochemical mechanism of resistance to spinosad in *Frankliniella occidentalis*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(4): 1042–1048. [侯文杰, 李飞, 吴青君, 徐宝云, 张友军, 2013. 西花蓟马对多杀菌素的抗性生化机制研究. 应用昆虫学报, 50(4): 1042–1048]

Immaraju JA, Paine TD, Bethke JA, Robb KL, Newman JP, 1992. Western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae) resistance to insecticides in coastal California greenhouses. *J. Econ. Entomol.*, 85(1): 9–14.

Jensen SE, 1998. Acetylcholinesterase activity associated with methiocarb resistance in a strain of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Pergande). *Pestic. Biochem. Physiol.*, 61(3): 191–200.

Jia B, Liu Y, Zhu YC, Liu X, Gao C, Shen J, 2009. Inheritance, fitness cost and mechanism of resistance to tebufenozide in *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Pest Manag. Sci.*, 65(9): 996–1002.

Kontsedalov S, Weintraub PG, Horowitz AR, Ishaaya I, 1998. Effects of insecticides on immature and adult western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae) in Israel. *J. Econ. Entomol.*, 91(5): 1067–1071.

Maris PC, Joosten NN, Goldbach RW, Peters P, 2004. Tomato spotted wilt virus infection improves host suitability for its vector *Frankliniella occidentalis*. *Phytopathology*, 94(7): 706–711.

Mauck KE, De Moraes CM, Mescher MC, 2010. Deceptive chemical signals induced by a plant virus attract insect vectors to inferior hosts. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 107(8): 3600–3605.

Mound LA, 2002. So many thrips – so few tospoviruses? In: Thrips and Tospoviruses: Proceedings of the 7th International Symposium on Thysanoptera. Australian National Insect Collection, Canberra. 15–18.

Nachappa P, Margolies DC, Nechols JR, Whitfield AE, Rotenberg D, 2013. Tomato spotted wilt virus benefits a non-vector arthropod, *Tetranychus urticae*, by modulating different plant responses in tomato. *PLoS ONE*, 8(9): e75909.

Pang ST, Wang SQ, Guo YL, Shi ZH, 2008. Fitness of B-biotype *Bemisia tabaci* (Gennadius) to different varieties of tomato, *Lycopersicon esculentum* Mill. *Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences)*, 34(4): 423–430. [庞淑婷, 王树芹, 郭玉玲, 施祖华, 2008. 不同番茄品种对B型烟粉虱适应性的影响. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 34(4): 423–430]

Stout MJ, Thaler JS, Thomma BPHJ, 2006. Plant-mediated interactions between pathogenic microorganisms and herbivorous arthropods. *Annual Review of Entomology*, 51: 663–689.

Stumpf CF, Kennedy GG, 2007. Effects of tomato spotted wilt virus isolates, host plants, and temperature on survival, size, and development time of *Frankliniella occidentalis*. *Entomol. Exp. Appl.*, 123(2): 139–147.

Thalavaisundaram S, Herron GA, Clift AD, Rose H, 2008. Pyrethroid resistance in *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) and implications for its management in Australia. *Aust. J. Entomol.*, 47(1): 64–69.

van Molken T, de Caluwe H, Hordijk CA, Leon-Reyes A, Snoeren TAL, van Dam NM, Stuefer JF, 2012. Virus infection decreases the attractiveness of white clover plants for a non-vectoring herbivore. *Oecologia*, 170(2): 433–444.

Wang ZH, Hou WJ, Hao CY, Wu QJ, Xu BY, Zhang YJ, 2011. Monitoring the insecticide resistance of the field populations of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* in Beijing area. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(3): 542–547. [王泽华, 侯文杰, 郝晨彦, 吴青君, 徐宝云, 张友军, 2011. 北京地区西花蓟马田间种群的抗药性监测. 应用昆虫学报, 48(3): 542–547]

Watts JG, 1934. Comparison of the life cycles of *Frankliniella tritici* (Fitch), *F. fusca* (Hinds) and *Thrips tabaci* Lind. (Thysanoptera: Thripidae) in South Carolina. *J. Econ. Entomol.* 27: 1158–1159.

Whitfield AE, Ullman DE, Geran TL, 2005. Tospovirus-thrips interactions. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 43: 459–489.

Wijkamp I, Almarza N, Goldbach R, Peters D, 1995. Distinct levels of specificity in thrips transmission of tospoviruses. *Phytopathology*, 85(10): 1069–1074.

Wijkamp I, Goldbach R, Peters D, 1996. Propagation of tomato spotted wilt virus in *Frankliniella occidentalis* does neither result in pathological effects nor in transovarial passage of the virus. *Entomol. Exp. Appl.*, 81(3): 285–292.

Yudin LS, Cho JJ, MitchellI WC, 1986. Host range of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae), with special reference to *Leucaena glauca*. *Environ. Entomol.*, 15(6): 1292–1295.

Zhang ZJ, Wu QJ, Li XF, Zhang YJ, Xu BY, Zhu GR, 2007. Life history of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Thysan., Thripae), on five different vegetable leaves. *J. App. Entomol.*, 131(5): 347–354.

Zhao GY, Liu W, Brown JM, Knowles CO, 1995. Insecticide resistance in field and laboratory strains of western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae). *J. Econ. Entomol.*, 88(5): 1164–1170.

Zhao JZ, Li YX, Collins HL, Cao J, Earle ED, Shelton AM, 2001. Different cross-resistance patterns in the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) resistant to *Bacillus thuringiensis* toxin Cry1C. *J. Econ. Entomol.*, 94(6): 1547–1552.

Zhu XJ, Zhang ZJ, Lu YB, 2011a. Effects of inoculation of host plants

with tomato spotted wilt virus on populations of the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae). *Acta Entomologica Sinica*, 54(4): 425－431. [朱秀娟, 张治军, 吕要斌, 2011a. 寄主植物接种番茄斑萎病毒对西花蓟马种群的影响. 昆虫学报, 54(4): 425－431]

Zhu XJ, Zhang ZJ, Lu YB, 2011b. The effects of tomato plants inoculated by spotted wilt virus on biological characteristics of the western flower thrips. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(3): 518－532. [朱秀娟, 张治军, 吕要斌, 2011b. 接种番茄斑萎病毒番茄植株对西花蓟马生物学特性的影响. 应用昆虫学报, 48(3): 518－523]

（责任编辑：赵利辉）